Körperfarbe: Dunkelgrün, vorn zwischen den Augen mit einem gelblichen Fleck. Beine braungrün bis braun.

Anhang: Dieser misst nur 450 μ in der Länge, ist also kurz. Er ist vom Körper deutlich abgesetzt, an der Basis äusserst schwach eingeschnürt, dann ein wenig breiter und sich darauf stark verschmälernd. Die Hinterrandsecken sind bogig abgerundet. Der Hinterrand ist etwas wellig, doch ohne eigentliche Vorsprünge und erinnert lebhaft an *A. mülleri* KOEN.

Palpe: An der Innenseite des 2. Gliedes stehen etwa 6 Borsten.

Beine: Das 4. Hinterbeinsglied trägt einen mit etwa 5 Borsten bewaffneten, langen Sporn.

Genitalorgan: Die ziemlich breiten Genitalplatten erreichen den Seitenrand des Körpers, ohne jedoch von oben her sichtbar zu werden.

Fundort: Auf Sandboden im See Jukkasjärvi, Lappland, am 9. August 1917 vom Verf. gesammelt.

Ein unerwartetes, interessantes Verhältnis in der Epimorphose einer schwedischen Hexalebertia.

Von

O. LUNDBLAD, Experimentalfältet.

(Mit 5 Abbildungen im Texte.)

Bekanntlich ist die Entwicklung der Hydracarinen eine recht komplizierte. Sie wurde zum ersten Male eingehend von KRAMER untersucht in Anschluss an die Ergebnisse HENKING's an *Trombidium fuliginosum*. Zwischen die freilebenden Stadien der Larve, Nymphe und Imago sind unbewegliche Ruhestadien eingeschaltet. Diese bezeichnen wir in Übereinstimmung mit HENKING mit den Namen Schadonophan-, Nymphophan- und Teleiophanstadium. Das ersterwähnte benannte CLAPARÈDE Deutovum. Die Entwicklungsreihe wird demnach wie folgt: Ei → {Deutovum oder Schadonophanstadium} → Larve → Nymphophanstadium → Nymphe → Teleiophanstadium → Imago.

Bei flüchtiger Betrachtung bieten die Ruhestadien keine besonders interessanten Verhältnisse dar, sie sehen wie eiförmige Körper aus, mit mehr oder weniger glatter Haut, ohne Beine oder sonstige äussere

Anhänge. Eine nähere Betrachtung lehrt uns aber schon bald, dass gewisse äussere und auch innere Organe mit zäher Regelmässigkeit bei den verschiedensten Gattungen sich nachweisen lassen; am Deutovum die beiden »Urporen» und ein oft deutlicher Stachelbesatz, an den Nymphophan- und Teleiophanstadien vor allem das provisorische Geschlechtsorgan und Pharyngealorgan. Diese sehr interessanten Bildungen wie die Ruhestadien der Hydracarinen überhaupt hat in den letzten Jahren WALTER studiert. Seinen Untersuchungen verdanken wir die erste Übersicht der Struktur dieser Apodermata bei einer Reihe von Süsswassermilben, und er hat für dieselben die Namen Schadonoderma, Nymphoderma und Teleioderma eingeführt. Man hätte sie sonst und einfacher ebensogut Apoderma prima, secunda und tertia benennen können, Namen, die ich selbst in meinen 1919 begonnenen, noch nicht veröffentlichten Aufzeichnungen über dieses Thema stets angewendet habe.

WALTER hat mit vollem Rechte diese Ruhestadien, die nur in rudimentärer Form einzelne Organe noch zur Ausbildung bringen, als unterdrückte, ehemals freilebende Entwicklungsstadien gedeutet, eine Ansicht, die übrigens schon REUTER ganz bestimmt ausgesprochen hat. Die Hydracarinen scheinen also danach zu streben, die Entwicklungsstadien zu unterdrücken, und vielleicht werden wenigstens einige Formen es einst dorthin bringen, dass die Imago direkt aus dem Ei hervorkommt.

In dieser Hinsicht äusserst interessant sind die Mitteilungen einiger Forscher, die beobachtet zu haben glauben, dass bei einzelnen Arten gewisse Stadien unterdrückt werden. So fand CLAPARÈDE bei *Unionicola bonzi* kein Apoderma secunda oder tertia, desgleichen auch KRAMER keine bei *Hydrarachna globosa* und *Piona fuscata*. NEUMAN beobachtete bei *Limnesia undulata*, KRAMER bei *Piona* sp., und PIERSIG bei *Piona fuscata, P. rotunda, Limnesia connata, Teutonia primaria* und *Brachypoda versicolor*, dass nicht Larven, sondern Nymphen aus den Eimassen hervorkrochen.

Niemandem gelang es aber später, diesen abweichenden Entwicklungsmodus bei den fraglichen oder anderen Hydracarinen festzustellen, und es darf uns deshalb nicht verwundern, dass WALTER, der einzige Forscher, der diese Frage in letzter Zeit geprüft hat, der Meinung Ausdruck verleiht, dass diese Sache nochmals eingehend untersucht werden soll, ehe wir an die Theorie einer Einstellung des Larvenstadiums glauben.

Einige eigene Beobachtungen teile ich nun mit. Am 6. Juni 1923 erbeutete ich in einer kalten, Eiszeitrelikte beherbergenden, Quelle in Südschweden (Flisby, Småland) mehrere Exemplare einer *Lebertia*-Art, der Untergattung *Hexalebertia* angehörend, *H. complexa* KOEN. Die Individuen, unter denen sich Männchen und Weibchen befanden, wurden lebend nach Stockholm gebracht und in ein kleines Aquarium mit Moosbüscheln eingesetzt. Schon nach einer Woche beobachtete

ich die ersten Eier, und die ersten Larven[1] erschienen etwa um den 6. Juli, weshalb die embryonale Entwicklung etwa 3 Wochen in Anspruch genommen hat. Ich teile hier einige Abbildungen dieser Larve mit. Nach und nach wurden immer mehr Eier abgesetzt. In der darauffolgenden Zeit schenkte ich dem Aquarium nur wenig Aufmerksamkeit, sah aber, dass nur sehr wenige Larven geschlüpft waren. Bei Durchmusterung des Aquariums am 29. Juli fand ich keine Larven mehr, wohl aber mehrere kleine Nymphen, die sich lebhaft umherbewegten. Diese Beobachtung ist äusserst interessant, weil dadurch zum erstenmal sicher bewiesen wird, was man bisher höchstens nur geahnt hatte, dass nämlich die *Lebertia*-Larven niemals das Wasser verlassen und eine parasitische Lebensweise bei Insekten nicht führen.

Ein Suchen nach den von diesen Nymphen verlassenen Nymphodermata blieb aber zunächst ganz ohne Erfolg. Sie lagen nicht am

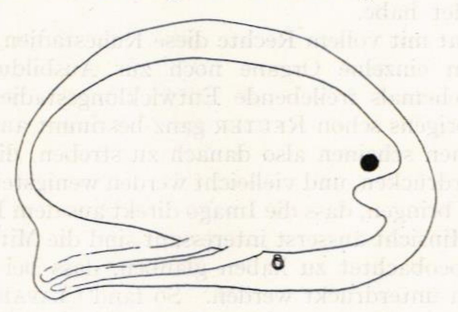


Fig. 1. *Lebertia complexa* KOEN. Schadonophanstadium aus der Kittmasse hervorpräpariert. Gezeichnet am 8/7 1923.

Boden. Auch sassen sie nicht, wie die Nymphodermata von z. B. *Thyas* und *Panisus*, in den Blattwinkeln der Moosbüscheln verkrochen. Da sie aber äusserst klein sein dürften, erweckte das negative Resultat des Suchens keinen Verdacht bei mir.

Die zahlreichen Eiklümpfchen, die noch keine Larven zur Ausbildung gebracht hatten, durch deren Kittmasse aber zahlreiche rote Milben durchschimmerten, zogen jetzt mein Interesse an sich heran. Aller Wahrscheinlichkeit nach waren die Tierchen gestorben, da die ersten Larven am 6. Juli geschlüpft waren und die durchschimmernden noch (am 29. Juli) ruhig da lagen. Beim vorsichtigen Abheben des Daches der Kittkruste, das ganz unbeschädigt war, eilten einige kleine Milben lebhaft heraus. Bei mikroskopischer Untersuchung der sehr kleinen Tiere fand ich zu meinem grössten Erstaunen, dass es Nymphen und keine Larven waren. Die Grösse aber entsprach der Grösse einer Larve, sie waren somit nicht gewachsen. Im Inneren der Kittmasse,

[1] Die Larve ist ungemein breit, scheibenförmig (Fig. 2).

die nunmehr fast bloss aus dem gewölbten Dache bestand, fand ich die lange vergebens gesuchten Nymphodermata in Anzahl bei einander liegen, jedes Nymphoderma von der ein wenig aufgeblähten Larvenhaut umgeben.

Es geht also aus meinen Untersuchungen unzweideutig hervor, dass diese *Lebertia*-Art

1) das Wasser als Larve weder verlässt noch an Insekten oder anderen Wirtstieren schmarotzt;

2) im allgemeinen als Nymphe und nicht als Larve der Eimasse entschlüpft und somit einen Teil der sonst postembryonalen Entwicklung in der Eimasse durchläuft.

Dass aber in gewissen Fällen die Larven frei werden, geht aus dem bereits gesagten hervor. Die verkürzte Entwicklung scheint also bei dieser Art noch nicht ganz stabilisiert zu sein. Die Larve ist ja auch gut ausgebildet, keine ihrer Organe ist rudimentiert, und sie vermag sich sehr lebhaft zu bewegen. Der Regel nach scheint sie aber dennoch innerhalb der Kittmasse zu verbleiben.

Bei einer gewissen Gelegenheit isolierte ich ein Schadonophanstadium und untersuchte es genau jeden Tag. Ich fand sogar, dass die Larve eigentümlicherweise nur mit dem Vorderkörper frei wurde, während der hintere und grössere Teil im Apoderma stecken blieb. Nach kurzer Zeit ging das Tierchen in das Nymphophanstadium über (siehe Fig. 4), ohne je eine Kriechbewegung gemacht zu haben.

Meine Untersuchungen werfen vielleicht etwas Licht auf die von den oben genannten Forschern mitgeteilten Beobachtungen, indem diese nunmehr schlechthin als unrichtig nicht betrachtet werden dürften. Doch sind sie immerhin einer Prüfung wert, besonders weil einige Punkte noch sehr unklar sind. NEUMAN (1880, S. 101—102) sagt z. B. über *Limnesia undulata* (in Übersetzung): »Die Larven schlüpfen schon nach drei Wochen. Diese Larven weichen eigentümlicherweise von *allen übrigen* darin ab, dass sie sogleich beim Schlüpfen aus dem Ei acht Beine besitzen und dass die Mundteile wie beim reifen Tiere beschaffen sind. Das erste Mal, dass ich dies in hohem Grade eigentümliche Verhältnis beobachtete, war 1874 bei meiner Ankunft in Wisby, wohin ich aus Westergötland Eier dieser Art mitgebracht hatte. Während acht Tage hatte ich diese Eier nicht beobachtet, weshalb ich nicht entscheiden konnte, ob nicht etwa die Larven während dieser Zeit ihr erstes Stadium schon vollbracht hätten, was in solchem Falle ohne Parasitismus hätte geschehen müssen. Dies schien mir aber wenig wahrscheinlich, und ich habe später bei mehr eingehenden Untersuchungen beobachtet, dass sie ohne Zweifel die Eier in einem Stadium verlassen, das dem zweiten Larvenstadium übriger Hydrachniden entspricht.«[1]

[1] Eine kürzere Darstellung dieser Beobachtungen gibt NEUMAN 1880 a (S. 169).

PIERSIG drückt sich dagegen ganz bestimmt aus. Über *Piona fuscata* sagt er (1900, S. 118): »Die in wenigen Wochen sich entwickelnden sechsbeinigen Larven bleiben gewöhnlich in der Hüllsubstanz und verpuppen sich sofort wieder, um die Wandlung zur Nymphe in kurzer Zeit (8—10 Tage) durchzumachen». Über *Piona rotunda* (ibid. S. 122): »Bei den angestellten Züchtungsversuchen bemerkte ich zu meiner Überraschung, dass das erste freie Larvenstadium vollständig unterdrückt war, und das Tier in der Kittsubstanz nach verhältnismässig sehr kurzer Entwicklungsdauer (10—12 Tage) die Wandlung vom Ei bis zur achtfüssigen Nymphe durchmachte. Diese Erscheinung ist allerdings nicht neu». — »Auch bei *Brachypoda versicolor* (*Axona*) sowie bei sämmtlichen schmarotzenden Ataxarten beginnt das Freileben wohl meist erst mit dem zweiten Larvenstadium und die ganze Bewegungsthätigkeit der sechsbeinigen Larven beschränkt sich auf das Aufsuchen eines passenden Verpuppungsortes. Trotzdem möchte ich bei der vorliegenden Art den eben geschilderten Entwicklungsgang nicht als undurchbrechliche Regel aufgestellt wissen, da mit *Curvipes fuscatus* HERM. angestellte Versuche mir aufs deutlichste bewiesen, dass eine zeitige oder späte Eiablage darauf bestimmend einwirken kann, ob im Freileben das erste Larvenstadium auftritt oder nicht. So habe ich, je nachdem ich im Frühjahr oder erst Anfang Sommer die Weibchen einfing und in kleine Aquarien brachte, das einemal sechsfüssige Larven, das anderemal Nymphen gezogen. Im ersteren Fall gingen die Tiere regelmässig zu Grunde, weil ihnen die Wirte fehlten, auf denen sie sich nach kurzem Schmarotzertum hätten verpuppen können, während die Anfangs sehr kleinen Nymphen zusehends wuchsen und nach glückliche Überwinterung sich in das geschlechtsreife Tier umwandelten.» Über *Limnesia connata* (ibid. S. 218): »Die auffallende Grösse der kugelrunden Eier, die man in geringer Zahl bei trächtigen Weibchen vorfindet (0,144 mm), lässt vermuten, dass der Entwickelungsgang insofern gekürzt erscheint, als die ausgebildete Larve sofort in eine neue Verpuppung tritt und erst als Nymphe ein länger andauerndes Freileben beginnt, . . .». Über *Teutonia primaria* (ibid. S. 222): »Nach circa vier Wochen entschlüpften einige Exemplare der sechsbeinigen Larven ihrer letzten Hülle und tummelten sich lebhaft im Wasser umher. Die meisten blieben jedoch, vollständig ausgebildet, in der Kittmasse. Ihre Weiterentwicklung habe ich nicht weiter verfolgt. Mein Vermuten geht aber dahin, dass dieselben . . . unter Umständen ihre volle Entwicklung bis zum zweiten Larvenstadium in der Einschlussubstanz durchmachen, so dass es den Anschein hat, als ob das erste Larvenstadium unterdrückt sei». Über *Brachypoda versicolor* (ibid. S. 253): »Die nach 4—5 Wochen ausschlüpfenden Larven verpuppen sich sofort wieder, so dass ich nie Gelegenheit fand, ein frei umherschwimmendes Exemplar zu beobachten».

Schon KRAMER (1891, S. 7) teilt übrigens eine interessante Beob-

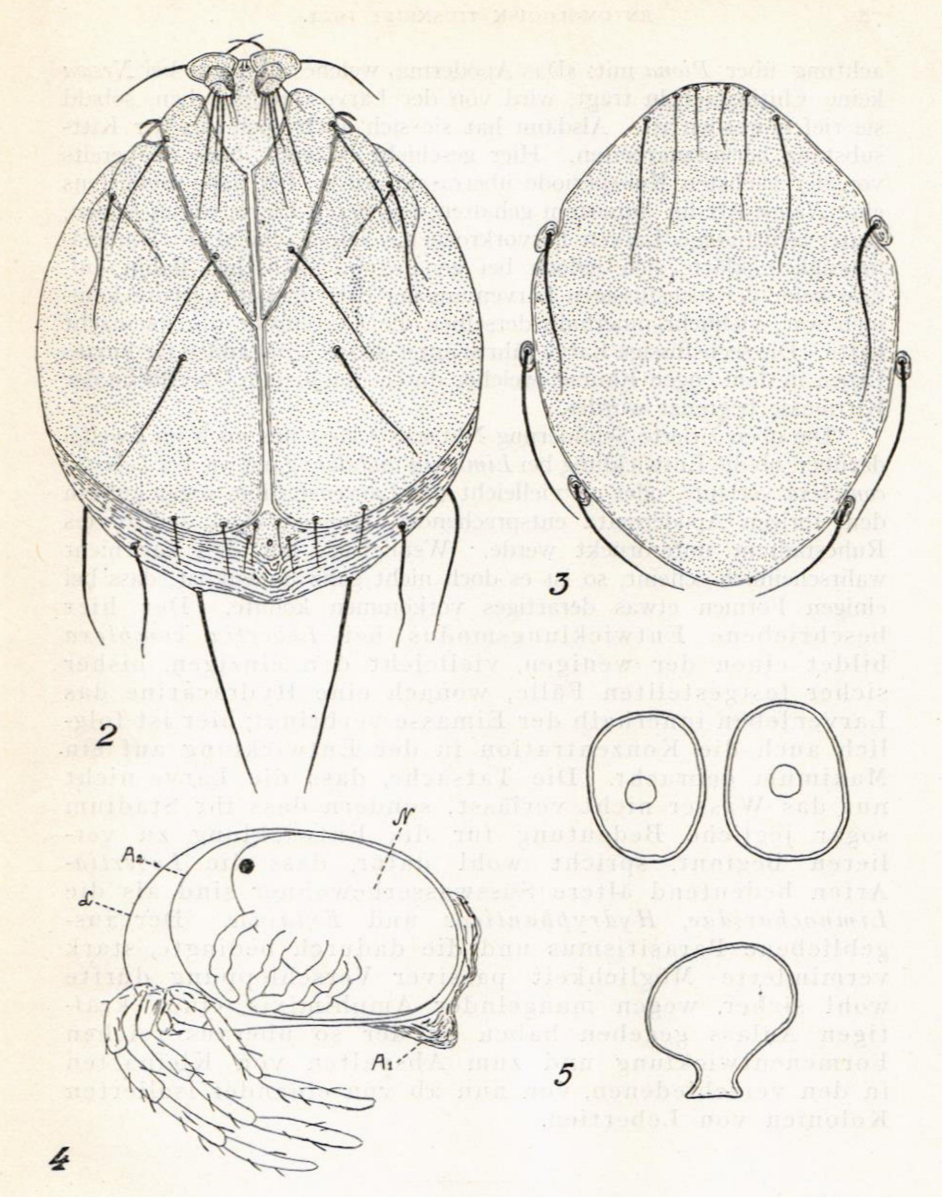


Fig. 2—5. *Lebertia complexa* KOEN. — 2. Larve in Bauchansicht. Gezeichnet am 8/7 1923. — 3. Dorsalschild der Larve. — 4. Nymphophanstadium: L = Larvenhaut, N = Nymphe, A_1 = Apoderma prima, das in Fetzen an der Larvenhaut noch hängen bleibt. Die Ausbuchtung zur Aufnahme der Beinspitzen der Larve (der »Beinsack«) ist noch deutlich in ihrer Form zu erkennen (vgl. Fig. 1), A_2 = Apoderma secunda; gezeichnet am 11/8 1923. — 5. Nymphophanorgan; oben von der Bauchfläche, unten die eine Hälfte von der Seite gesehen.

achtung über *Piona* mit: »Das Apoderma, welches übrigens bei *Nesæa* keine Chitinstacheln trägt, wird von der Larve durchbrochen, sobald sie rief geworden ist. Alsdann hat sie sich auch noch aus der Kittsubstanz hervorzuarbeiten. Hier geschieht es wohl, dass sie bereits von der nächsten Ruheperiode überrascht wird. Ich habe wenigstens eine *Nesæa*-Art im Aquarium gehalten, aus deren Eiern, wie es schien, lauter achtfüssige Larven hervorkrochen. Diese scheinbare Unregelmässigkeit klärte sich jedoch bei genauerem Nachsehen dahin auf, dass keine der sechsfüssigen Larven aus der Kittsubstanz hervorgekommen war, vielmehr innerhalb derselben die Larvenruhe durchgemacht hatte. Die sechsfüssige Larve führte unter diesen Umständen ihr kurzes Leben in dem engen Raume, welcher durch die äussere Oberfläche der Kittmasse begrenzt wurde».

Die oben zitierte Schilderung NEUMAN's lässt uns noch im Zweifel darüber, ob die Entwicklung bei *Limnesia undulata* ganz wie bei *Lebertia complexa* verlaufe, oder ob vielleicht das Larvenstadium sogar auf ein den übrigen Apodermata entsprechendes, äusserst stark reduziertes Ruhestadium unterdrückt werde. Wenngleich mir dies gar nicht wahrscheinlich scheint, so ist es doch nicht ganz undenkbar, dass bei einigen Formen etwas derartiges vorkommen könnte. Der hier beschriebene Entwicklungsmodus bei *Lebertia complexa* bildet einen der wenigen, vielleicht den einzigen, bisher sicher festgestellten Fälle, wonach eine Hydracarine das Larvenleben innerhalb der Eimasse verbringt; hier ist folglich auch die Konzentration in der Entwicklung auf ein Maximum gebracht. Die Tatsache, dass die Larve nicht nur das Wasser nicht verlässt, sondern dass ihr Stadium sogar jegliche Bedeutung für die Entwicklung zu verlieren beginnt, spricht wohl dafür, dass die *Lebertia*-Arten bedeutend ältere Süsswasserbewohner sind als die *Limnocharidae*, *Hydryphantidae* und *Eylaidae*. Der ausgebliebene Parasitismus und die dadurch bedingte, stark verminderte Möglichkeit passiver Verschleppung dürfte wohl sicher, wegen mangelnder Amphimixis, einen kräftigen Anlass gegeben haben zu der so überaus reichen Formenentwicklung und zum Abspalten von Kleinarten in den verschiedenen, von nun ab von einander isolierten Kolonien von Lebertien.

Literaturverzeichnis.

1868. CLAPARÈDE, E., Studien an Acariden. — Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. XVIII. Leipzig.

1880. NEUMAN, C. J., Om Sveriges hydrachnider. — Kongl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. XVII, No. 3. Stockholm.

1880 a. ——, Sur le développement des Hydrachnides (Araignées aquatiques). — Entomol. tidskrift. I. Stockholm.

1882. HENKING, H., Beiträge zur Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie von *Trombidium fuliginosum* Herm. — Zeitschr. f. wiss. Zoologie. XXXVII. Leipzig.

1891. KRAMER, P., Ueber die Typen der postembryonalen Entwicklung bei den Acariden. — Archiv für Naturgeschichte, Jahrg. 57. I. Berlin.

1900. PIERSIG, R., Deutschlands Hydrachniden. — Zoologica, Heft 22. Stuttgart.

1909. REUTER, E., Zur Morphologie und Ontogenie der Acariden mit besonderer Berücksichtigung von Pediculopsis graminum (E. Reut.). — Acta Soc. Scient. Fennicae. XXXVI, No. 4. Helsingfors.

1915. WALTER, C., Notizen über die Entwicklung torrenticoler Hydraca rinen. — Zoolog. Anzeiger, XLV, No. 10. Leipzig.

1917. ——, Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung bachbewohnender Milben. — Verhandl. der naturforsch. Gesellschaft in Basel, XXVIII, 2. Teil. Basel.

1921. ——, Die Bedeutung der Apodermata in der Epimorphose der Hydracarina. — Festschrift zur Feier des 60. Geburtstages von Friedrich Zschokke. No. 24. Basel.

Stockholm den 13. VIII. 1923.